губа голые. Мандибулы мощные, сильно склеротизированные, темноокрашенные, трехзубчатые. Передние ноги крупнее средних и задних. Голенелапка несет два длинных шипа под коготком, бедро — 3 сферохеты, вертлуг — 2 сферохеты. II и III пары ног не склеротизированы, в редких длинных светлых щетинках. Каудальный сегмент имеет такой же набор щетинок и шипиков, как и в старших возрастах.

Куколка (рис. 2, *3*). Длина от 2,5 до 2,9 мм. Покровы тела сразу после окукливания белые. Усики, ротовые части, ноги и зачатки крыльев стекловидно прозрачные. Голова подогнута на вентральную сторону и при рассматривании с дорсальной стороны полностью прикрывается грудным щитом. Диск головы покрыт густыми щетинками, передняя ее часть и верхняя губа имеют редкие щетинки, верхние челюсти имеют по две щетинки. Грудной щит и 3-й грудной сегмент густо усажены щетинками. 2-й грудной сегмент и 1—6-й тергиты брюшных сегментов голые. Только боковые края 2—5-го сегментов имеют щетинки. В месте соединения с плейритами края тергитов валикообразно слегка приподняты, сверху и снизу ограничены заметными при большом увеличении группками склеротизированных шипиков. Латеральных лопастей, характерных для других представителей трибы (Медведев, 1968; Оглоблин, Колобова, 1927) не имеется. Тергиты 7-го и 8-го сегментов в основной части имеют многочисленные щетинки. Тергальная сторона каудального сегмента характеризуется наличием большого количества щетинок. Конец тела куколки подогнут на вентральную сторону и заканчивается двумя очень короткими, сразу после окукливания прозрачными, а позже хорошо склеротизированными шипиками. Сохраняется анальная подпорка. Стерниты брюшных сегментов на границе с плейритами у основания несут по 1 щетинке. Вентральная поверхность 1—6-го сегментов брюшка в редких щетинках. 7-й и 8-й стерниты имеют вид складок и густо усажены щетинками.

Медведев Г. С. Жесткокрылые.— Л.: Наука, 1968.— 253 с.— (Фауна СССР; Т. 19. Вып. 2).

Оглоблин Д. А., Колобова А. Н. Труды Полтавской с.-х. опытной станции. Энтомол. отд-ние, 1927, 15, с. 22—34.

Семенов А. К литоральной фауне Крыма: II Новый представитель рода Ammobius Guer — Ammophthorus Lac. (Coleoptera, Tenebrionidae).— Рус. энтомол. обозрение, № 3/4, с. 1—3.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР

Получено 15.12.82

УДК 576.895.42:638.12:591.473.2

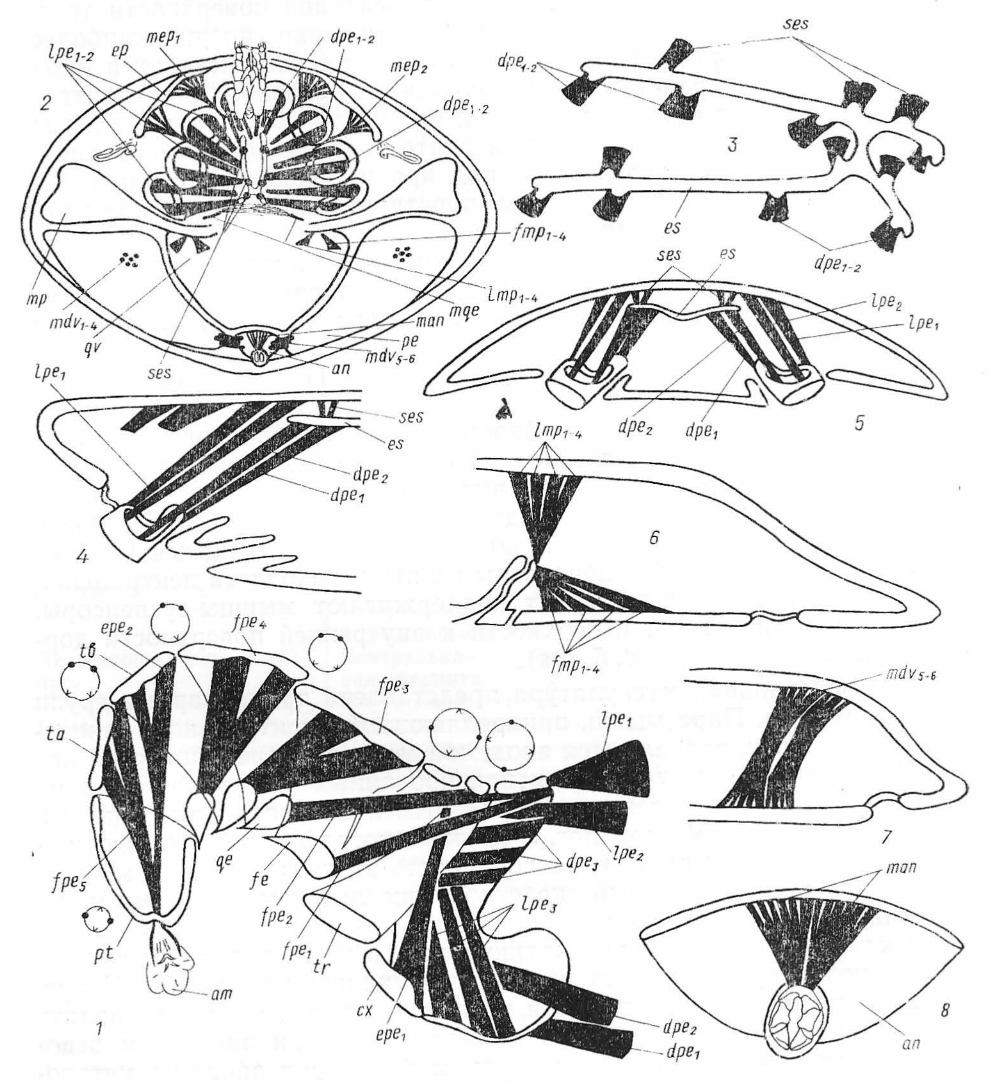
И. А. Акимов, А. В. Ястребцов

МЫШЕЧНАЯ СИСТЕМА САМКИ КЛЕЩА *VARROA JACOBSONI* (PARASITIFORMES, VARROIDEA) — ПАРАЗИТА МЕДОНОСНОЙ ПЧЕЛЫ

II. Мышцы ходильных конечностей и идиосомы

Мускулатура конечностей и идиосомы гамазовых клещей изучена значительно меньше, чем мышцы гнатосомы, обеспечивающие движение ротового аппарата. Примерами наиболее полного описания мышц тела и ходильных конечностей гамазид служат работы Стенли (Stenly, 1931) по *Laelaps echidninus* и Янга (Young, 1970) по *Haemogamasus ambulans*. Что касается клеща *Varroa jacobsoni,* то фрагментарность и предварительный характер морфологических исследований этого паразита пчел обсуждались нами ранее. (Акимов, Ястребцов, 1983). Материал и методики проводимых исследований описаны там же. В настоящей работе изложены результаты изучения мышц ходильных конечностей и идиосомы клеща *Varroa*.

Результаты. Ходильная конечность у *Varroa jacobsoni,* как и у других гамазид, шестичлениковая и состоит из тазика (кокса), вертлуга (трохантер), бедра (фемур), колена (гену), голени (тибия) и лапки (тарсус) со слившимся седьмым члеником — предлапкой (претарсус), на вершине которого находятся коготки с присоской. Мускулатура ног подобна мускулатуре педипальп. Мышцы-антагонисты расположены в коксах и трохантере (рисунок, *1*). Терминальные членики не обладают антагонистами и разгибаются за счет повышения давления полостной жидкости, как и у других хелицеровых (Manton, 1958). Мощные мышцы-антагонисты проксимальных члеников обеспечивают движение не только отдельных члеников, но и конечности в целом, задавая ей основные направления в пространстве. Эффективное выполнение этих движений



Мышцы ходильных конечностей и идиосомы самки *Varroa jakobsoni*:

1 — внутренние мышцы ходильных конечностей (сагиттальное сечение) и артикуляция их члеников; *2* — мышцы идиосомы (фронтальное сечение); *3* — эндостернит (общий вид); *4* — внешние мышцы ног I (сагиттальное сечение); *5* — внешние мышцы ног IV (поперечное сечение); *6* — мышцы аподемы метаподального шита и фиксатор коксы — «замка» (сагиттальное сечение); *7* — дорсовентральные мышцы анального щита (сагиттальное сечение); *8* — мышцы анального клапана (фронтальное сечение); *am* — присоска; *an* — анальный щит; *cx* — кокса; *dpe* — депрессоры ног; *ep* — экзоподальный щит; *epe* — экстензоры ног; *es* — эндостернит; *fe* — фемур; *fmp* — флексоры аподемы метаподального щита; *fpe* — флексоры ног; *ge* — гену; *gv* — генито-вентральный щит; *lmp* — леваторы аподемы метаподального щита; *lpe* — леваторы ног; *man* — мышцы анального клапана; *mdv* — дорсо-вентральные машцы; *mep* — мышцы экзоподального щита (межкоксальные); *mge* — мышцы генитального клапана; *mp* — метаподальный щит; *pe* — плейральный щит; *pt* — претарсус; *ses* — суспенсоры эндостернита; *ta* — тарсус; *tb* — тибия; *tr* — трохантер.

возможно благодаря тому, что укороченные с бивалентными суставами проксимальные членики (кокса и трохантер) в отличие от остальных члеников конечности имеют мыщелки во взаимно перпендикулярных плоскостях, что позволяет производить движение всей конечности также в двух плоскостях. Наиболее мощные мышцы этих члеников — внешние. Они прикрепляются к вентральной поверхности особого эндоскелетного образования — эндостернита или же к дорсальному щиту. Топография мышц I—IV пары ног в целом одинакова, однако степень развития мышц различна. Наиболее мощными мышцами обладает IV пара ног. Первая пара ног почти не участвует в передвижении, а выполняет тактильные функции. Коксы этой пары расположены не латерально, как у II—IV пары ног, а аксиально, т. е. вдоль продольной оси тела. Леваторы этих конечностей прикрепляются к дорсальной поверхности тела, а депрессоры — к эндостерниту. При передвижении клеща наиболее подвижны II—III пары ног, направленные латерально. Четвертая пара ног, направленная каудо-латерально, служит в основном для «подталкивания» тела вперед и при поворотах. В состоянии покоя терминальные членики II—IV пары ног вытянуты в вентро-каудальном направлении. При питании клеща на теле пчелы, под краем брюшных члеников, IV пара ног вытянута и служит упором, простирающимся за пределы пигидиального края дорсального щита.

Внешние мышцы ног составляют большую часть массы мышц идиосомы клеща (рисунок, *2*). Основным опорным элементом для них служит эндостернит, который вместе с выростами кокс образует эндоскелет идиосомы.

Эндостернит представляет собой прозрачную, Н-образную, в некоторых местах полую пластинку, лежащую под дорсальным щитом (рисунок, *3*). По форме он напоминает эндостернит других гамазовых клещей, например *Haemogamasus ambulans* (Young, 1970). Передние, более длинные и более узко расставленные выросты доходят до передней части мозга, охватывая в полукольцо надглоточный ганглий. Задние, более короткие выросты опущены вниз и заканчиваются над коксами IV. Над эндостернитом, между ним и дорсальным щитом, находится центральная часть средней кишки. Эндостернит поддерживают мышцы-суспенсоры, идущие от его дорсальной поверхности к внутренней поверхности дорсального щита (рисунок, *3*, *4*, *5*, *ses*).

Дорсо-вентральная мускулатура представлена тремя парами групп мышечных пучков. Пара мышц, прикрепляющихся вентрально к генито-вентральному щиту, разделяются аподемой метаподального щита на две части (рисунок, *6*). Изучение хитинизированных поверхностей этих аподем, лежащих между генито-вентральным и метаподальным щитами и поверхностью кокс IV пары ног, а также топографии прикрепляющихся к ним мышц показывает, что совокупность этих скелетных и мышечных структур образует особый скелетно-мышечный механизм фиксации коксы типа «замка». «Замки» обеспечивают закрепление кокс IV пары ног, имеющих ротационный тип артикуляции, в малоподвижном состоянии. Это позволяет не только облегчить функцию упора для IV ног, особенно важную во время питания клеща на пчелах, но и производить резкие толчковые движения этими конечностями при внезапном освобождении зацепов «замка» под действием флексоров аподемы метаподального щита (рисунок, *6*; таблица, fmp).

Остальные дорсо-вентральные пучки, лежащие в опистосомальной части идиосомы, вероятно, принимают участие в увеличении внутриполостного давления. Кроме того, пара мышечных пучков, прикрепляющихся к анальному щиту, совместно с мышцами анального клапана принимают участие в акте дефекации (рисунок, *2*, *7*; таблица, mdv_{5-6}).

В отличие от других гамазовых клещей, у *Varroa* обнаружены межкоксальные мышцы, описанные ранее у аргазид (Robinson, Davidson,

1914). Функции этих мышц не вполне ясны. Возможно, они принимают участие в движении кокс II и III члеников ног, несущих наибольшие нагрузки при передвижении (рисунок, *2*; таблица, mep).

Мускулатура анального клапана представлена мышцами, берущими начало на передней части аподемы анального щита. При сокращении эти мышцы, прикрепленные к анальному клапану, уплощают и закрывают его (рисунок, *8*; таблица, man). Функциональными антагонистами указанных мышц могут, по всей видимости, быть уже упомянутые дорсо-

Мышцы ходильных конечностей и идиосомы клеща *Varroa jacobsoni*

Мышца	Место прикрепления	
	начало	конец
Внутренние мышцы ходильных конечностей		
Леватор трохантера, lpe$_3$	Вентро-латеральная поверхность коксы	Латеро-аксиальная поверхность трохантера
Депрессор трохантера, dpe$_3$	Дорсо-латеральная поверхность коксы	Латеро-антиаксиальная поверхность трохантера
Флексор фемура, fpe$_1$	Дорсальная поверхность коксы	Вентро-латеральная поверхность фемура
Экстензор фемура, epe$_1$	Вентральная поверхность коксы	Дорсо-латеральная поверхность фемура
Флексор гену, fpe$_2$	Дорсо-латеральная поверхность трохантера	Вентро-латеральная задняя поверхность гену
Флексор тибии, fpe$_3$	Дорсо-латеральная задняя поверхность фемура	Вентро-латеральная задняя поверхность тибии
Флексор тарсуса, fpe$_4$	Дорсо-латеральная задняя поверхность гену	Вентро-латеральная задняя поверхность тарсуса
Экстензор присоски, epe$_2$	Дорсо-латеральная поверхность тибии	Вентральный край склеритного основания тибии
Флексоры присоски, fpe$_5$	Дорсо-латеральная поверхность тарсуса	Дорсальный край склеритного основания тарсуса
Внешние мышцы ходильных конечностей		
Леваторы кокс I—IV, lpe$_1$	Медиальная и внутренняя латеральная поверхность дорсального щита	Внешняя дорсо-латеральная поверхность кокс I—IV
Депрессоры кокс I—IV, dpe$_1$	Вентральная поверхность эндостернита	Внешняя вентро-латеральная поверхность кокс
Леваторы трохантера I—IV, lpe$_2$	Внутренняя латеральная поверхность дорсального щита	Дорсо-латеральная задняя поверхность трохантера
Депрессоры трохантера I—IV, dpe$_2$	Вентральная поверхность эндостернита	Вентро-латеральная задняя поверхность трохантера
Мышцы идиосомы		
Суспенсоры эндостернита, ses	Дорсальная поверхность эндостернита	Внутренняя поверхность дорсального щита
Межкоксальные (экзоподальные) мышцы, mep$_{1-2}$	Поверхность экзоподального щита	Общее сухожилие от каждой из четырех групп к аподемам кокс II, III
Дорсо-вентральные мышцы плейрального щита, mdv$_{1-4}$	Латеральная поверхность дорсального щита	Поверхность плейрального щита, 4 пары мышц, расщепленных на тонкие волокна у основания
Флексоры аподемы метаподального щита, fmp$_{1-4}$	Поверхность передней латеральной части генито-вентрального щита	Задний верхний край аподемы метаподального щита
Леваторы аподемы метаподального щита, lmp$_{1-4}$	Поверхность дорсального щита	Верхний край аподемы метаподального щита
Дорсо-вентральные мышцы анального щита, mdv$_{5-6}$	Задняя поверхность дорсального щита	Внутренняя латеральная поверхность анального щита
Мышцы анального клапана, man	Аподема анального щита	Передняя поверхность анального клапана
Мышцы генитального клапана, mge	Поверхность латеральной части генито-вентрального щита	Передний край генитального клапана

вентральные мышцы, заканчивающиеся на анальном щите (рисунок, *7*; таблица, mdv_{5-6}). При их сокращении щит поднимается, слегка деформируясь, а клапан раскрывается. Этому способствует сложная структура створок клапана, состоящих из кутикулярных пластинок.

Позади IV пары кокс берут начало мышцы генитального клапана, разделяющиеся на множество мелких волокон. Сокращение их обеспечивает прохождение яйца через генитальное отверстие.

Помимо скелетных мышц идиосомы собственными мышечными волокнами обладают идиосоматические органы — кишечник, мальпигиевы сосуды, репродуктивная система,— которые в настоящей статье не рассматриваются.

Обсуждение результатов. Значительные изменения формы тела клеща *Varroa jakobsoni,* вызванные адаптацией вида к паразитированию и форезии на поверхности тела преимагинальных и взрослых особей медоносной пчелы, не могли не сказаться на топографии и развитии некоторых групп мышц по сравнению с изученными ранее гамазидами (Stenly, 1931; Young, 1970). Действительно, наблюдается уменьшение количества дорсо-вентральных мышц, которые у *Varroa* приурочены к вентральным щитам, а сами мышцы становятся мощнее. Возможно, что это связано с укорочением опистосомального отдела тела и слиянием нескольких групп дорсо-вентральных мышц. Характерным для данного вида является изменение функций первой пары дорсо-вентральных мышц, обеспечивающих действие особой структуры — «замка», благодаря которой регулируется подвижность кокс IV пары ног (рисунок, *6*). При расслабленных мышцах зазубрины «замка» (аподемы метаподального щита и коксы IV) закрепляют весьма подвижную коксу IV пары ног в неподвижном состоянии, что существенно облегчает функцию упора IV пары ног клеща во время нахождения его на теле подвижной пчелы, под краем ее брюшных члеников. С другой стороны, внезапное освобождение зазубрин «замка» при сокращении флексоров аподемы метаподального щита и предварительном сокращении депрессоров IV пары конечностей позволяет клещам производить этими конечностями резкие, толчковые движения, хорошо наблюдаемые у живых клещей. Вероятно, такие движения облегчают клещам проникновение под край брюшных члеников пчелы.

Представляют интерес отмеченные впервые для гамазовых клещей межкоксальные мышцы (рисунок, *2*; таблица, mep). У аргазид подобные мышцы выполняют функцию приведения тела к первоначальному объему после переваривания всей порции крови (Robinson, Davidson, 1914). Прикрепление этих мышц к аподемам кокс II и III дает возможность предположить участие этих мышц в движении ходильных конечностей, несущих наибольшую нагрузку при передвижении клещей по субстрату. Не исключено также, что сокращение этих мышц совместно с суспенсорами эндостернита обеспечивает увеличение давления внутри полости тела клеща.

У клеща *Varroa* мощное развитие получили мышцы конечностей, особенно внешние мышцы, берущие начало на эндостерните. Последний, в отличие от клеща *Haemogamasus ambulans* (Young, 1970), расположен очень близко под дорсальным щитом и служит основным местом прикрепления таких функционально важных внешних мышц конечностей, как депрессоры. Такое расположение эндостернита связано, вероятно, с уплощением и расширением идиосомы этого эктопаразита. В то же время задние отростки эндостернита значительно опущены и приближены к IV паре кокс. Это может играть важную роль в специфических движениях и функции упора, характерных для IV пары конечностей.

В целом в конечностях, кроме внешних мышц, наибольшее развитие получила внутренняя мускулатура первых двух проксимальных члеников — коксы и трохантера, которая обеспечивает движение соседних

чleников и всей конечности. Это достигается благодаря наличию в коксе и трохантере не только леваторов, но и депрессоров. Отсутствие мышц-антагонистов в терминальных члениках характерно для всех клещей. Анализ топографии мышц ходильных конечностей и педипальп позволяет установить, что в педипальпах редуцируется один членик — колено (гену). Этим можно объяснить те изменения в топографии и количестве мышц, которые наблюдались нами (Акимов, Ястребов, 1983). В остальном же мускулатура пальп мало чем отличается от мускулатуры ходильных конечностей.

SUMMARY. Topography, morphology and possible functions of walking limbs and idiosome muscles, articulation of leg joints are described in detail. Exopodal muscles are described first for gamasid mites. Peculiarities in functioning of dorsoventral muscles, in particular participation of some of them in specific movements by means of a special "lock" type structure which provides fixation of coxa IV in immovable state are studied. A description and picture of the endosternite are presented; its role as an endoskeletal structure in the mite is shown. An analysis of the muscle topography and limb joint articulation revealed genu reduction in palps.

Акимов И. А., Ястребцов А. В. Мышечная система клеща Varroa jacobsoni (Oudemans, 1904) (Parasitiformes, Varroidae) паразита медоносной пчелы. I. Мышцы гнатосомы.— Вестн. зоологии, 1983, № 2, с. 68—72.

Manton S. M. Hydrostatic pressure and leg extension in arthropod with special reference to arachnids.— Ann. a Mag. Natur. History, 1958, **1**, N 3, p. 161—182.

Robinson L. E., Davidson S. The anatomy of Argas persicus.— Parasitology, 1914, **6**, N 4, p. 382—424.

Stenly S. Studies on the musculatory system and mouth part of Laelaps echidninus Berl.— Ann. Entomol. America, 1931, **24**, N 1, p. 1—11.

Young J. H. The muscules and endosternum of Haemogamasus ambulans (Acarina, Haemogamasus).— Canad. Entomologist, 1970, 102, N 2, p. 157—163.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР Получено 27.09.82

УДК 591.4

Г. Д. Кацы, В. В. Климов

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ГИСТОЛОГИЯ КОЖНОГО ПОКРОВА ЛОШАДИ ПРЖЕВАЛЬСКОГО

Сведения о гистоструктуре кожи эквид разрознены и неполны. У домашних лошадей ее изучали А. А. Браун (1935), А. Талукдар и др. (1972), у куланов — В. Е. Соколов (1973). По диким лошадям данных нет. Морфологию волосяного покрова домашних лошадей описали Дюрст (1936), а лошадей Пржевальского пражского зоопарка Мазак (1961).

Материал и методика. Работа проведена на базе зоологического парка «Аскания-Нова» и советско-монгольской комплексной биологической экспедиции. Материалом исследований служили пробы кожно-волосяного покрова 9 лошадей Пржевальского, самостоятельно размножающееся стадо которых в условиях круглогодичного выпаса достигло в степях Асканийского резервата за 20 лет численности 40 голов; 5 рабочих домашних лошадей тракенской породной группы (представляющих европейских лошадей), находящихся на стойловом содержании и 6 доместицированных лошадей монгольской породной группы (Центральный аймак, МНР), занимающих в расовой группировке лошадиных пород положение примитивного типа, мало эволюировавшего в домашнем состоянии (Румянцев, Войтяцкий, 1936), у которых были взяты пробы волос. Эту группу характеризуют мелкий рост, крепкий костяк, крупная голова и короткая шея. Сильно выражена оброслость гривы, хвоста и ног, что помогает животным, находящимся круглогодично на пастбище, выдерживать суровый резко континентальный климат Центральной Азии. Лошади Пржевальского по общему облику очень сходны с монгольскими лошадьми, но имеют некоторые явные отличия экстерьера, являющиеся видотипическими маркерами. К таковым относятся большая тонконогость, большеголовость, буланая или гнедо-саврасая масть с бурыми или черными гривой, хвостом, дистальными частями ног и продольным ремнем на спине. Хвост покрыт длинным во-